动 物 学 研 究 2006，Feb. 27（1）：1－11 CN 53－1040/Q ISSN 0254－5853
Zoological Research

卧龙自然保护区落叶松林不同恢复阶段地表甲虫的多样性

于晓东[1,2]，罗天宏[1,2]，杨 建[3]，周红章[1,*]
（1. 中国科学院动物研究所，北京 100080；2. 中国科学院研究生院，北京 100039；
3. 四川卧龙国家自然保护区，四川 汶川 623006）

摘要：在四川卧龙国家自然保护区，以落叶松种植林邻近的天然落叶阔叶林（100年生，5块样地）为对照，分别选择刚种植（5年生）、幼年期（15年生）和成熟期（45年生）的3种落叶松林各4块样地，每个样地4个重复，研究森林不同恢复阶段地表甲虫的多样性。通过巴氏罐诱法取样，采集甲虫标本共7 444号。步甲科、隐翅虫科和拟步甲科分别占总数的40.2%、38.3%和6.4%，共同构成本研究地区的优势类群。甲虫的科丰富度、多样性和均匀度在3种落叶松林内显著高于天然林，且在3种落叶松林中，刚种植的最高，幼年期的最低；个体数量正相反，天然林显著高于落叶松林，而且3种落叶松林内，幼年期最高，刚种植的最低。主坐标分析排序和聚类分析表明，不同树龄的落叶松林和天然阔叶林间的地表甲虫群落组成存在显著差异，成熟期落叶松林与幼年期落叶松林和天然阔叶林有较高的相似性。甲虫个体数量的季节变化在3种落叶松林内相似性很高，与天然阔叶林差异显著，而科丰富度、多样性和均匀度的季节变化在3种落叶松林以及天然阔叶林间相似性都很低。多元回归分析表明，林冠层、草本层及枯落物的高（厚）度和覆盖率是决定科丰富度、个体数量、多样性和均匀度的决定因素。以上结果表明，在科级水平上，地表甲虫群落组成在不同树龄的落叶松林以及天然落叶阔叶林内存在显著差异，虽然成熟期的落叶松林已经具有了部分天然阔叶林的甲虫群落特点，但仍无法完全恢复到天然林的群落水平。因此，在鼓励森林恢复的同时，保留大面积的天然落叶阔叶林免受破坏和干扰仍然是保护地表甲虫群落的必要措施。

关键词：地表甲虫；森林恢复；多样性；落叶松种植林；天然落叶阔叶林；卧龙自然保护区
中图分类号：Q968.2；S759.926.5；S763.38；S754.3 **文献标识码**：A **文章编号**：0254－5853（2006）01－0001－11

Diversity of Ground-Dwelling Beetles (Coleoptera) in Larch Plantation with Different Stages of Reforestation in Wolong Natural Reserve, Southwestern China

YU Xiao-dong[1,2], LUO Tian-hong[1,2], YANG Jian[3], ZHOU Hong-zhang[1,*]
(1. *Institute of Zoology, the Chinese Academy of Sciences, Beijing* 100080, *China*;
2. *Graduate School, the Chinese Academy of Sciences, Beijing* 100039, *China*;
3. *Wolong National Natural Reserve, Wenchuan* 623006, *China*)

Abstract: This paper studied the influences of forest regeneration on the diversity of ground-dwelling beetles (Coleoptera), in taxonomic level of families, in Wolong Natural Reserve (30°45′－31°25′N, 102°52′－103°24′E), Southwestern China. Comparisons were conducted among larch plantations of different forest ages, namely, recently planted (5 years old), young (15 years old), mature plantation (45 years old), and natural deciduous broad-leaved forests (ca. 100 years old). Larch plantations were dominated by non-native *Larix kaempferi* but interspersed with a few native *L. mastersian*. Pitfall traps were used in the field collections. During the field research, a total of 7 444 beetles were collected, of which, Carabidae accounted for 40.2%, Staphylinidae 38.3%, and Tenebrionidae 6.4%, and these three families were considered as dominant groups. Family richness, diversity and evenness of beetles were significantly higher in three larch

* 收稿日期：2005－08－02；接受日期：2005－10－31
基金项目：国家重点基础研究发展规划项目（G2000046800）；国家自然科学基金面上项目（30570215）；IFS国际合作项目（D/3684－1）；国家基础科学人才培养基金项目（NSFC-J0030092）
* 通讯作者（Corresponding author），E-mail：zhouhz@ioz.ac.cn
第一作者简介：于晓东（1973－），男，助理研究员，从事昆虫学、动物生态学和生物多样性研究。E-mail：yuxd@ioz.ac.cn

plantations than in natural broad-leaved forest; among the three plantations, the highest values were observed in the recently planted whereas the lowest in the young plantation. Contrary to the above three indices, family abundance was higher in natural broad-leaved forest than in three larch plantations; within the three plantations, the lowest value were showed in the recently planted whereas the highest value in the young plantation. Based on the family composition and abundance, ground-dwelling beetles of three larch plantations and the adjacent natural broad-leaved forest could be separated by ordinations of principal coordinate analysis (PCO) and cluster analysis, but beetle assemblages in the mature plantation was similar to both natural forest assemblages and young plantation assembalges. Seasonal dynamics of family abundance were similar among the three plantations, but significantly different from that of the natural broad-leaved forest. However, family richness, diversity and evenness did not show the similar trends. Multiple linear regression analyses showed that the coverage and height (or depth) of canopy layer, herbaceous layer and leaf litter layer were the most important factors in determining the family richness, abundance, diversity; and evenness. Although some similar characteristics in beetle composition were displayed in the mature plantation as well as in the natural broad-leaved forest, our results showed that the composition of ground-dwelling beetles in larch plantations differed obviously from those in the natural deciduous broad-leaved forest at the family level. Finally we concluded that, in an attempt at reforestation by the establishment of plantations, it is necessary to preserve the undisturbed deciduous broad-leaved forest for the purpose of protecting the diversity of ground-dwelling beetles in Wolong Natural Reserve.

Key words: Ground-dwelling beetles; Reforestation; Diversity; Larch plantation; Natural deciduous broad-leaved forest; Wolong Natural Reserve

林业在社会经济中占有重要地位，森林采伐和植树造林是林业部门最常见的管理方式，但这种管理方式造成森林生境外貌和结构的改变，影响了森林内动物的行为，从而改变了生物多样性，受到人们的广泛关注（Didham et al，1996；Davies & Margules，1998；Niemelä，2001）。自从 20 世纪 60 年代以来，为了恢复森林以及获得经济利益，林业部门在全国范围内大力推广针叶经济树种，如松（*Pinus*）、落叶松（*Larix*）、柏（*Platycladus*）、云杉（*Picea*）和冷杉（*Abies*）等，这些经济树种已经形成一定规模人工种植林，植被外貌达到了森林水平（MacKinnon & Xie，2001）。森林恢复后生态群落的恢复水平是当前生物多样性和保护生物学研究的热点，已经在北美和欧洲进行了大量研究（Day & Carthy，1988；Niemelä et al，1993，1996；Butterfield，1997；Magura et al，2000，2002，2003），但我国目前此类研究相对较少，尤其是不同森林恢复阶段对生态群落影响的研究更少（Yu et al，2002，2003，2004a，b）。昆虫对于生境变化高度敏感，若干类群，尤其是甲虫，已经可以作为监测生境和生物多样性变化的指示种（Eyre et al，1996；Lövei & Sunderland，1996；Bohac，1999），林业活动无疑也会对昆虫类群的丰富度和多度产生剧烈影响（Lenski，1982；Klein，1989；Gibbs & Stanton，2001；Ohsawa，2004）。因此，比较人工种植林与邻近天然原始森林的甲虫物种组成和数量差异，就能判断目前所采取的森林恢复措施是否得当，从而为正在进行的森林恢复工作提供合理化建议。

卧龙国家自然保护区位于四川省西部（30°45′～31°25′N，102°52′～103°24′E，1 150～6 250 m），为四川盆地向川西高原的过渡地带，地貌形态以高山深谷为主，植被呈明显的垂直分带，自从 1975 年成立保护区后，禁止森林砍伐和刀耕火种等破坏原始植被的传统农业方式，境内大面积原始天然植被得以保存（Wolong Natural Reserve et al，1987）。在卧龙海拔 1 150～3 000 m 区域，原始森林植被以落叶阔叶林为主，虽然多年来邻近农耕区受到破坏，但由于与针叶林相比经济价值不高，所以仍有大面积的天然落叶阔叶林得以很好地保存。为了恢复森林植被，陆续在弃耕地（原为天然落叶阔叶林，20 世纪 50～60 年代开发成耕地，后来因为经济价值较低遭废弃）进行退耕还林，由于追求经济利益，进行森林恢复的树种主要为生长迅速的日本落叶松（*Larix kaempferi*），并夹杂少量的四川红杉（*L. mastersian*），目前已经形成一定规模不同树龄的落叶松种植林（Wolong Natural Reserve et al，1987），为我们研究不同森林恢复阶段对生态群落的影响提供了良好的环境。

在卧龙国家自然保护区，以地表甲虫为研究对象，通过比较刚种植（5 年生）、幼年期（15 生年）和成熟期（45 年生）的 3 种树龄的落叶松种植林，以及邻近的天然落叶阔叶林生境间地表甲虫在科级水平上丰富度、个体数量、多样性和均匀度的差异及季节动态，并分析影响地表甲虫多样性的环境因子，探讨森林恢复不同阶段该地区地表甲虫多样性的差异。

1　研究样地和方法

1.1　研究地点

研究地区位于四川卧龙国家自然保护区，地理上属于四川盆地西缘，邛崃山东南坡，为四川盆地向川西高原过渡地带，以高山峡谷为主。本文研究地点海拔为 2 190 ~ 2 650 m，落叶阔叶林为优势天然森林植被，曾经覆盖卧龙地区这一海拔梯度的大部分区域。长期以来由于受到当地居民刀耕火种等农作方式的破坏，落叶阔叶林正逐渐萎缩，而保护区的建立使得残留的天然落叶阔叶林免遭破坏。同时，退耕还林以来，以日本落叶松（*Larix kaempferi*）为主，并夹杂少量的四川红杉（*L. mastersian*）的经济种植林也在保护区内大力推广，因此，在 20 世纪 60 年代天然林被砍伐后形成的弃耕地上建立了大面积的不同树龄的人工落叶松种植林。天然落叶阔叶林和不同森林恢复阶段落叶松种植林的特点如下：

（1）天然落叶阔叶林：树龄在 100 年左右，主要树种为槭树（*Acer* spp.）、桦树（*Betula* spp.）、藏刺榛（*Corylus ferox* var. *thibetica*）、钓樟（*Lindera* spp.）、花楸（*Sorbus* spp.）、椴树（*Tilia* sp.）以及荚迷（*Viburnum* spp.）等。林冠层约 7 ~ 15 m，林内郁闭度高。灌木层稀疏，以小檗（*Berberis* sp.）、杜鹃（*Rhododendron* sp.）、蔷薇（*Rosa* spp.）、悬钩子（*Rubus* spp.）、柳（*Salix* sp.）和五味子（*Schisandra* sp.）等为主。草本层适中，以石竹（*Dianthus* sp.）、东方草莓（*Fragaria orientalis*）、早熟禾（*Poa* sp.）以及鹅观草（*Roegneria* sp.）等为主。地表枯落物和苔藓层较厚。

（2）刚种植的（5 年生）落叶松种植林：建立于 1999 年，没有形成紧密的林冠层。除了落叶松外，伴生树种还包括沙棘（*Hippophae rhamnoides*）和洋槐（*Robinia pseudoacacia*）。灌木层稀疏，草本层浓密，以开放生境的典型物种为主，如蒿（*Artemisia* spp.）、鸭茅（*Dactylis* spp.）、蟹甲草（*Cacalia* spp.）、蛇莓（*Duchesnea indica*）和东方草莓（*Fragaria orientalis*）。枯落物层较稀薄。

（3）幼年期（15 年生）的落叶松种植林：建立于 1989 年，已经形成紧密的林冠层，伴生树种还包括柳（*Salix* spp.）和马桑（*Coriaria sinica*）。灌木层相对稀疏，以榛（*Corylus* sp.）、绣线菊（*Spiraea* sp.）、沙棘（*Hippophae rhamnoides*）和悬钩子（*Rubus* spp.）为主。草本层稀疏，以荚果蕨（*Matteuccia* spp.）、耳蕨（*Polystichum* sp.）、蛇莓（*Duchesnea indica*）和东方草莓（*Fragaria orientalis*）为主。枯落物层较厚。

（4）成熟期（45 年生）的落叶松种植林：建立于 1960 年，林冠层紧密，但与 15 年生种植林相比，由于风暴形成若干倒木的影响，林冠层相对稀疏。灌木层和草本层组成与 15 年生种植林相似，但高度和覆盖率更高，枯落物层更厚。

1.2　取样方法和标本鉴定

本研究以巴氏罐诱法进行标本采集（Martin，1978；Baars，1979），针对以地表活动为主的甲虫物种种群活动密度进行相对取样，在长期监测和多地点对比中，研究地表甲虫的丰富度、季节性活动规律、栖息地选择、种群动态及种群数量估计。采用 400 mL 塑料杯（高 9 cm，口径 7.5 cm）作为容器，杯壁上方 1/4 处（杯口下方约 2.5 cm）打一小孔（直径约 0.5 cm），以免由于雨水过多使标本流失；引诱剂为醋、糖、酒精和水的混合物，重量比为 2∶1∶1∶20，每个诱杯内放引诱剂 40 ~ 60 mL；采集到的标本存放在 70% 的酒精内；采样时间为 2004 年 5 月初到 9 月底（无雪季节），覆盖了大部分植被生长季，每月采样两次，每次放置诱杯时间 3 d［采样方法参考 Yu et al（2001，2004b）］。

基于 3 种落叶松种植林和邻近天然落叶阔叶林生境特点，每种落叶松林生境选择 4 个样地，天然阔叶林选择 5 个样地，共 17 个样地。每个样地内进行 4 个重复取样，共 68 个研究样点。每个样地面积在 2 hm^2 以上，为了保证样地的独立性，样地间距离在 500 m 以上。为了避免边缘效应的影响（Magura et al，2001；Magura，2002；Heliölä et al，2001），样点安置在样地中央，远离林缘 100 m 以上，为了保证取样样点的独立性，样点间隔 25 m。每个研究样点由 5 个诱杯组成，成十字形排列，相邻诱杯间距 1 m，在统计时，使用研究样点 5 个诱杯合计数量为基本单位。为了研究环境因子对地表甲虫分布的影响，我们还调查了每个研究样点（以样点中央诱杯为中心，直径 2 m 的范围）的林冠层高度、胸径和覆盖率，灌木层高度和覆盖率，草本层高度和覆盖率，以及枯落物厚度和覆盖率（表 1）。

标本初步鉴定主要依据专著（Brues et al，1954），并对照中国科学院动物研究所标本馆馆藏

定名标本，在有关专家帮助下完成。在功能群研究中，主要按成虫的食性将地表甲虫分为捕食类、植食类、腐食类和菌食类 4 类。对某些兼食性的种类，按该科在该地区的分布特点进行权重，在分析时分别归到各功能群中。

表 1 卧龙自然保护区不同研究生境的环境因子特征（均值 ± 标准误）

Tab. 1 Mean of the environmental variables per trap location（± *SE*）in the studied habitats in Wolong Natural Reserve

	落叶松种植林（年）Larch plantation（Age in years）			天然落叶阔叶林 Natural deciduous broad-leaved forest
	5	15	45	
树龄 Age of trees（years）	5	15	45	100
林冠层高度 Height of canopy layer（CH）（m）	2.99 ± 2.67^{a}	9.81 ± 5.17^{b}	34.38 ± 3.89^{c}	15.68 ± 5.19^{d}
林冠层胸径 DBH of canopy layer（DBH）（cm）	2.39 ± 0.24^{a}	13.75 ± 0.68^{b}	38.31 ± 0.90^{c}	16.75 ± 2.36^{b}
林冠层覆盖率 Cover of canopy layer（CC）（%）	19.06 ± 0.35^{a}	65.31 ± 1.23^{b}	50.31 ± 1.18^{b}	67.25 ± 2.75^{c}
灌木层高度 Height of shrubs（SH）（m）	0.00 ± 0.00^{a}	1.84 ± 0.36^{ab}	5.48 ± 2.98^{b}	2.15 ± 0.25^{ab}
灌木层覆盖率 Cover of shrubs（SC）（%）	0.00 ± 0.00^{a}	20.44 ± 7.08^{b}	46.25 ± 6.18^{c}	31.00 ± 4.21^{bc}
草本层高度 Height of herbs（HH）（cm）	33.75 ± 1.96^{a}	23.75 ± 1.74^{bd}	30.31 ± 1.96^{abc}	20.75 ± 1.46^{d}
草本层覆盖率 Cover of herbs（HC）（%）	86.25 ± 1.41^{a}	59.38 ± 4.96^{b}	65.31 ± 3.52^{b}	65.75 ± 4.51^{b}
枯落物覆盖率 Cover of leaf litter（LC）（%）	13.25 ± 2.09^{a}	71.56 ± 4.82^{b}	54.38 ± 3.50^{c}	69.25 ± 5.06^{bc}
枯落物厚度 Depth of leaf litter（LD）（cm）	1.19 ± 0.24^{a}	4.97 ± 0.38^{b}	5.13 ± 0.39^{b}	6.35 ± 0.61^{b}

上标不同的平均值间差异显著（Tukey 法多重比较，$\alpha = 0.05$）[The means with different superscripts are significantly different（Tukey test，$\alpha = 0.05$）]。

1.3 数据分析处理

在数据分析时，以每个研究样点采集的地表甲虫为单位，分别计算每个样点的地表甲虫科级水平的丰富度、个体数量、多样性以及均匀度。

科多样性分析采用 Shannon-Wiener 多样性指数：

$$H' = -\sum_{i=1}^{s} P_i \ln P_i$$

其中 $P_i = n_i/N$，为第 i 科占总个体数 N 的比率；均匀度分析采用 Pielou 指数，$J = H'/\ln S$；科丰富度采用科数（S）测度（Ma & Liu，1994）。

落叶松种植林和天然落叶阔叶林间环境变量以及地表甲虫科的丰富度、个体数量、多样性和均匀度的差异由非参数检验 Kruskal-Wallis 方差分析（non-parametric Kruskal-Wallis analysis of variance）以及 Tukey 多重比较（Tukey post-hoc pairwise comparisons）完成。多元回归分析用于检验地表甲虫科的丰富度、个体数量、多样性以及均匀度与环境因子之间关系。以上的数据分析使用数理统计软件 SPSS（1997）完成。

基于 Bray-Curtis 相似性系数，采用主坐标分析排序（Pielou，1984；Ludwig & Reynolds，1988），分别对落叶松种植林和天然落叶阔叶林间地表甲虫群落组成以及不同食性的功能群组成进行相似性分析。再利用系统聚类分析对主坐标分析的结果进行检验（Pielou，1984），本文主要采用组间连接法（between-groups linkage），即以物种的种类和数量为原始数据，在数据标准化处理后，基于 Bray-Curtis 相似性系数进行归类。由统计软件 PAST 完成（Hammer et al，2001）。

2 研究结果

2.1 群落组成及多样性

共获得地表甲虫标本 7 444 号，分属于 31 科，其中步甲、隐翅虫和拟步甲等 3 科的个体数量较多，均占个体总数 5% 以上，合计占该地区地表甲虫总数的 85%，为该地区的优势类群。象甲、叩甲、蚁甲、金龟和叶甲等 5 科的个体数量占 1% ~ 4%，为该地区常见类群。球蕈甲、出尾蕈甲、花萤、瓢虫、小蠹、露尾甲、大蕈甲、朽木甲、丸甲、埋葬甲、隐食甲、苔甲、伪叶甲、花蚤、芫菁、阎甲、天牛、锹甲、扁圆甲、红萤、萤科、豆象和郭公虫等 23 科个体数量均少于 1%，为该地区的稀有类群。此外，尚有少量的标本（仅 0.15%）未能鉴定，需要将来进一步研究（表 2）。

在科级水平上，甲虫丰富度在 3 种落叶松种植林和邻近天然阔叶林内存在显著差异（$U = 12.25$，$df = 3$，$P < 0.01$），其中刚种植和成熟期的落叶松林显著高于天然阔叶林；多样性指数同样在 3 种落叶松林和天然林间存在显著差异（$U = 45.36$，$df = 3$，$P < 0.001$），其中刚种植和成熟期的落叶松林显著高于幼年期落叶松林和天然阔叶林，天然阔叶林

显著低于 3 种落叶松林；均匀度同样在落叶松林和天然林间存在显著差异（$U = 42.55$，$df = 3$，$P < 0.001$），其中刚种植和成熟期的落叶松林显著高于幼年期落叶松林和天然阔叶林；个体数量则在所有落叶松林和天然林间都有显著差异（$U = 45.96$，$df = 3$，$P < 0.001$），其中天然林内最多，刚种植的落叶松林内最少（表 3）。

从基于地表甲虫群落组成为属性的主坐标排序图看（图 1），不同树龄的落叶松种植林和邻近天然落叶阔叶林间的地表甲虫群落组成发生明显分化，其中刚种植的落叶松林、幼年期的种植林以及天然林在排序图上无任何重叠处，反映了 3 种林型间甲虫群落的相似性很低；而成熟期的落叶松林分别与幼年期的落叶松林以及天然林都有较大的重叠之处，反映了前者与后两者间具有较高的相似性，系统聚类分析的结果也证实了这一点（图 2）。这一结果说明，落叶松种植林与邻近天然阔叶林在地表甲虫群落组成上存在明显差异，但在成熟期的落叶松内，地表甲虫群落在物种组成上除了保留种植林的物种特点外，也具有部分天然阔叶林的特点。从功

表 2　卧龙自然保护区不同研究生境内地表甲虫数量分布

Tab. 2　Abundance of ground-dwelling beetles collected with pitfall traps in the studied habitats in Wolong Natural Reserve

科 Family	功能群 Guild*	落叶松种植林（年）Larch plantation（Age in years）			天然落叶阔叶林 Natural deciduous broad-leaved forest	总计 Total	比例 Percent（%）
		5	15	45			
步甲科 Carabidae	PR	167	495	465	1 863	2 990	40.17
隐翅虫科 Staphylinidae	PR/FU	380	1 127	546	794	2 847	38.25
拟步甲科 Tenebrionidae	SC/PH	1	55	212	205	473	6.35
象甲科 Curculionidae	PH	57	29	120	27	233	3.13
叩甲科 Elateridae	PH	110	40	9	45	204	2.74
蚁甲科 Pselaphidae	PR	92	56	22	21	191	2.57
金龟科 Scarabaeidae	SC/PH	35	18	8	104	165	2.22
叶甲科 Chrysomelidae	PH	50	36	32	14	132	1.77
球蕈甲科 Leiodidae	SC/FU	4	9	9	11	33	0.44
出尾蕈甲科 Scaphidiidae	FU	11	17	3	1	32	0.43
花萤科 Cantharidae	PR	2	5	10	11	28	0.38
瓢虫科 Coccinellidae	PR	18	3	3	3	27	0.36
小蠹科 Scolytidae	PH	0	0	13	1	14	0.19
露尾甲科 Nitidulidae	FU	8	2	3	0	13	0.17
大蕈甲科 Erotylidae	FU	1	5	3	0	9	0.12
朽木甲科 Alleculidae	SC	1	4	0	2	7	0.09
丸甲科 Byrrhidae	PH	0	3	4	0	7	0.09
埋葬甲科 Silphidae	SC	4	1	0	1	6	0.08
隐食甲科 Cryptophagidae	FU	2	2	1	0	5	0.07
苔甲科 Scydmaenidae	FU	1	1	1	0	3	0.04
伪叶甲科 Lagriidae	SC	2	0	0	0	2	0.03
花蚤科 Mordellidae	PH	0	0	1	1	2	0.03
芫菁科 Meloidae	PH	1	1	0	0	2	0.03
阎甲科 Histeridae	PR/SC	0	0	0	1	1	0.01
天牛科 Cerambycidae	PH	1	0	0	0	1	0.01
锹甲科 Lucanidae	PH	0	0	0	1	1	0.01
扁圆甲科 Sphaeritidae	PH	0	0	0	1	1	0.01
红萤科 Lycidae	FU	0	0	0	1	1	0.01
萤科 Lampyridae	PR	0	0	1	0	1	0.01
豆象科 Bruchidae	PH	0	0	0	1	1	0.01
郭公虫科 Cleridae	PR	0	0	0	1	1	0.01
其他 Other beetles		4	3	2	2	11	0.15
总计 Total		952	1 912	1 468	3 112	7 444	

* PR：捕食类（Predators）；PH：植食类（Phytophagous）；SC：腐食类（Scavengers）；FU：菌食类（Fungivores）。

表3　卧龙自然保护区三种落叶松林和天然落叶阔叶林内地表甲虫科丰富度指数、多样性指数、均匀度指数和个体数量比较

Tab. 3　Family richness, diversity, evenness and abundance (individuals) of ground-dwelling beetles as measured by pitfall traps in three larch plantations and a natural deciduous broad-leaved forest in Wolong Natural Reserve

	落叶松种植林（年）Larch plantation (Age in years)			天然落叶阔叶林 Natural deciduous broad-leaved forest
	5	15	45	
科丰富度 Family richness (*S*)	9.13 ± 0.35^{a}	8.25 ± 0.36^{ab}	9.00 ± 0.32^{a}	7.45 ± 0.39^{b}
科多样性 Family diversity (*H'*)	1.64 ± 0.05^{a}	1.16 ± 0.05^{b}	1.50 ± 0.03^{a}	1.09 ± 0.04^{c}
科均匀度 Family evenness (*J*)	0.75 ± 0.02^{a}	0.55 ± 0.02^{b}	0.69 ± 0.01^{a}	0.55 ± 0.02^{b}
个体数量 Individuals	59.25 ± 4.01^{a}	119.31 ± 8.80^{b}	91.63 ± 4.12^{c}	155.50 ± 7.47^{d}

上标不同的平均值间差异显著（Tukey法多重比较，α = 0.05）[The means with different superscripts are significantly different (Tukey test, α = 0.05)]。

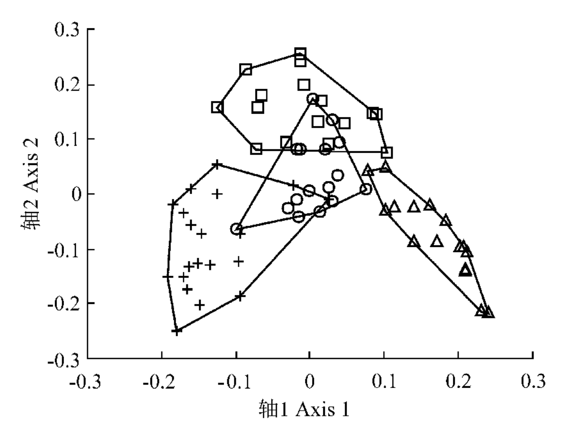


图1　以地表甲虫群落为属性，对3种落叶松种植林和天然落叶阔叶林内的排序（PCO，主坐标分析）

Fig. 1　Ordination plot (PCO, Principal Coordinate Analysis) of the range of pitfall catches per trap location in three larch plantations and a natural deciduous broad-leaved forest

轴1和轴2分别解释了34%和14%的变异（Thirty-four percent of the variation was explained by axis 1 and 14% by axis 2）。

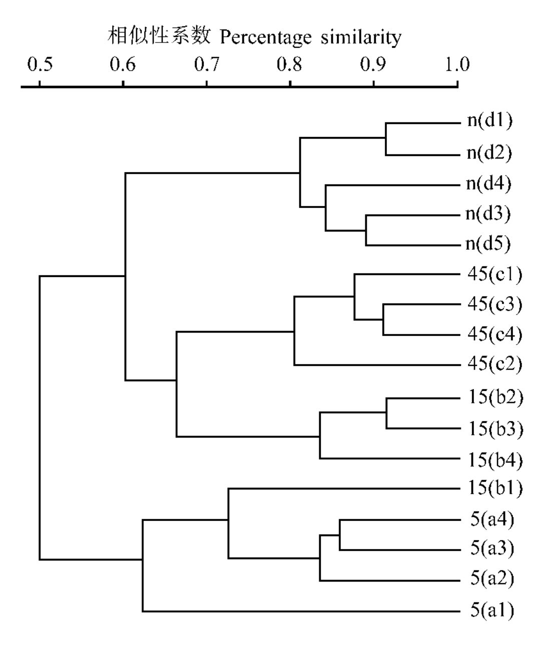


图2　基于Bray-Curtis相似性系数，采用组间联法，以地表甲虫群落为属性对3种落叶松种植林和天然落叶阔叶林的聚类分析图

Fig. 2　Dendrogram based on the beetle assemblages in the three larch plantations and a natural deciduous broadleaved forest. Branching pattern was produced by between-groups linkage, based on Bray-Curtis percentage similarity

5、15和45分别代表5年生、15年生和45年生落叶松种植林；n代表100年生的天然落叶阔叶林；括号内字母（a～d）代表样地4种生境类型，序号（1～4/5）代表4～5个重复。

The sample labels represent 4 forests of different regenerating years (n: 100-year-old natural broad-leaved forest; 5: 5-year-old larch plantation; 15: 15-year-old larch plantation; 45: 45-year-old larch plantation), and 4 habitats (a-d), and 4 or 5 replications (1－4/5).

能群的排序（图3）和系统聚类图（图4）看，功能群的分布界限并不明显，4种功能群间互有重叠，说明不同功能群对落叶松林和天然林无明显的选择趋势。

2.2　季节变化

在整个调查期间（5～9月），科丰富度和多样性在不同落叶松种植林和天然落叶阔叶林内季节变化趋势相似，在季节初期和中期有较大波动，但均维持在较高水平；在季节末期，数值急剧下降，在3种落叶松林和天然林间季节变化差异不明显（图5a，c）。个体数量的季节变化在落叶松林和天然林间存在很大差异，但在3种落叶松林内的季节变化趋势相似，高峰出现在季节初期，季末期逐渐降低，而天然林内的高峰出现在季节调查中期（图3b）。科均匀度在落叶松林和天然林内季节变化模

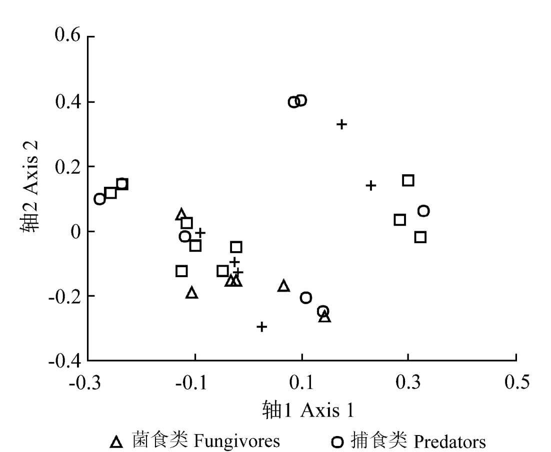


图 3　以地表甲虫群落为属性，对不同功能群的排序（PCO，主坐标分析）

Fig. 3　Ordination plot（PCO，Principal Coordinate Analysis）of the range of pitfall catches per trap location among four guilds

轴 1 和轴 2 分别解释了 11%和 9%的变异（Eleven percent of the variation was explained by axis 1 and 9% by axis 2）。

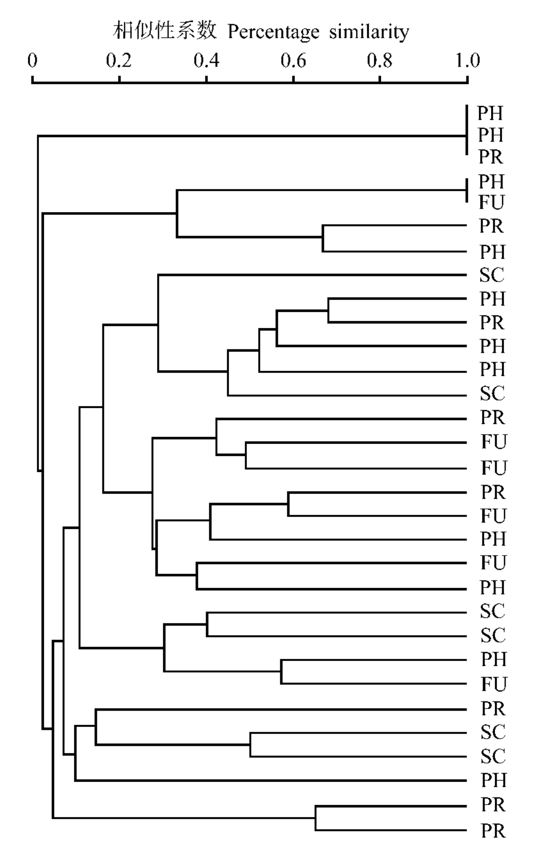


图 4　基于 Bray-Curtis 相似性系数，采用组间联法，以地表甲虫群落为属性对不同功能群的聚类分析图

Fig. 4　Dendrogram based on the beetle assemblages among four guilds. Branching pattern was produced by between-groups linkage，based on Bray-Curtis percentage similarity

缩写见表 2（The label was same as in Tab. 2）。

式无明显差异，也无明显的季节变化，除了季节末期外，基本维持在比较平稳的水平（图 5d）。

捕食类和腐食类的数量在落叶松林和天然林内的季节变化趋势相似：3 种落叶松林内季节变化相似，均在季节初期达到高峰，然后逐渐下降，而在天然林内从季节早期到中期间以波状形式上升，在末期呈曲线下降趋势，高峰则出现在季节中期（图 6a，c）。植食类和菌食类的数量在落叶松林和天然林内的季节波动较大，但都由季节初期向末期逐渐降低，而在落叶松林和天然林内无明显差异（图 6b，d）。

2.3　环境因子

不同生境内的环境因子差异较大，在林冠层高度（$U = 51.44$，$df = 3$，$P < 0.001$）、胸径（$U = 49.79$，$df = 3$，$P < 0.001$）和覆盖率（$U = 34.84$，$df = 3$，$P < 0.001$），灌木层高度（$U = 36.29$，$df = 3$，$P < 0.001$）和覆盖率（$U = 40.44$，$df = 3$，$P < 0.001$），草本层高度（$U = 23.45$，$df = 3$，$P < 0.001$）和覆盖率（$U = 22.99$，$df = 3$，$P < 0.001$），枯落物厚度（$U = 35.88$，$df = 3$，$P < 0.001$）和覆盖率（$U = 39.38$，$df = 3$，$P < 0.001$）等方面都有显著差异（Tab. 1）。

对地表甲虫科丰富度、个体数量、多样性以及均匀度与这 9 种环境变量进行多元回归检验（表 4），可以发现：枯落物覆盖率和草本层覆盖率决定了科丰富度的变化（$r^2 = 0.26$，$F_{2,65} = 11.21$，$P < 0.001$）；枯落物覆盖率、草本层覆盖率以及林冠层高度和覆盖率是科多样性的决定因素（$r^2 = 0.60$，$F_{4,63} = 23.85$，$P < 0.001$）；枯落物覆盖率和林冠层高度影响了科均匀度的大小（$r^2 = 0.43$，$F_{2,65} = 24.40$，$P < 0.001$）；枯落物厚度、林冠层覆盖率以及草本层高度是决定个体数量分布的重要因素（$r^2 = 0.52$，$F_{3,64} = 22.61$，$P < 0.001$）。

对 3 个优势种个体数量的回归分析也反映出不同类群对环境因子的反应差异显著，步甲的数量主要由枯落物厚度和草本层高度决定（$r^2 = 0.42$，$F_{2,65} = 23.42$，$P < 0.001$）；隐翅虫的数量受枯落物覆盖率及林冠层高度和胸径所影响（$r^2 = 0.32$，$F_{3,64} = 10.07$，$P < 0.001$）；拟步甲的数量则由林冠层高度和枯落物厚度所决定（$r^2 = 0.47$，$F_{2,65} = 28.58$，$P < 0.001$）（表 4）。

对 4 个功能群的数量与这 9 种环境变量进行多元回归检验，同样可以发现不同功能群对环境因子

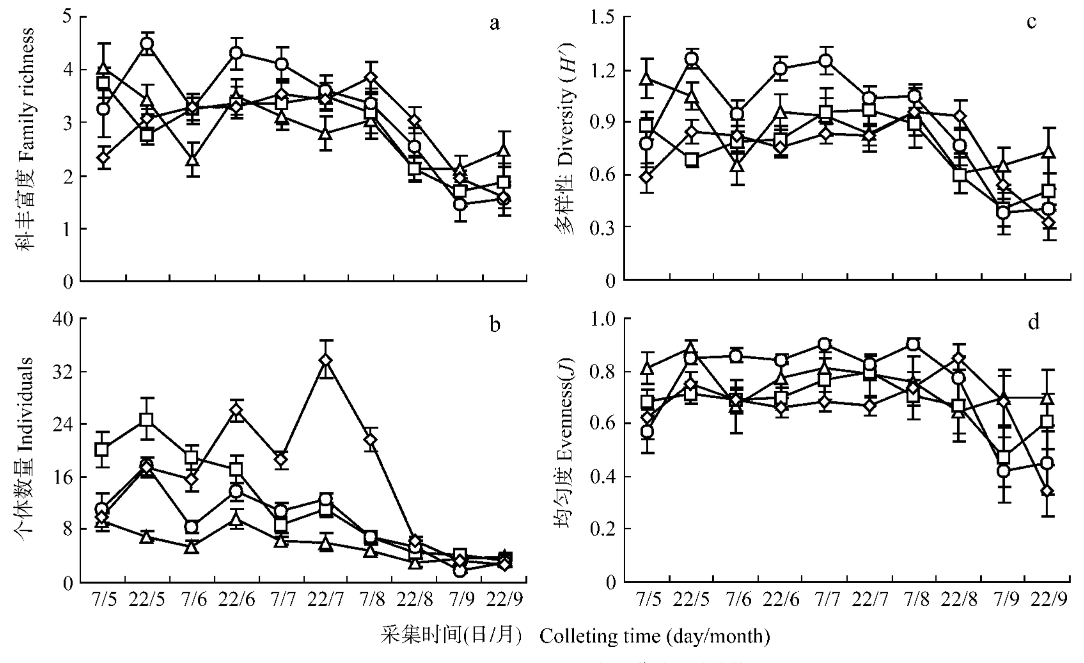


图 5 2004 年 5～9 月卧龙自然保护区 3 种落叶松种植林和天然落叶阔叶林内地表甲虫科丰富度（a）、个体数量（b）、多样性（c）及均匀度（d）的变化

Fig. 5 Changes of family richness (a), abundance (b), diversity (c), and evenness (d) of ground-dwelling beetles collected with pitfall traps in three larch plantations and a natural deciduous broad-leaved forest from May to September in Wolong Natural Reserve

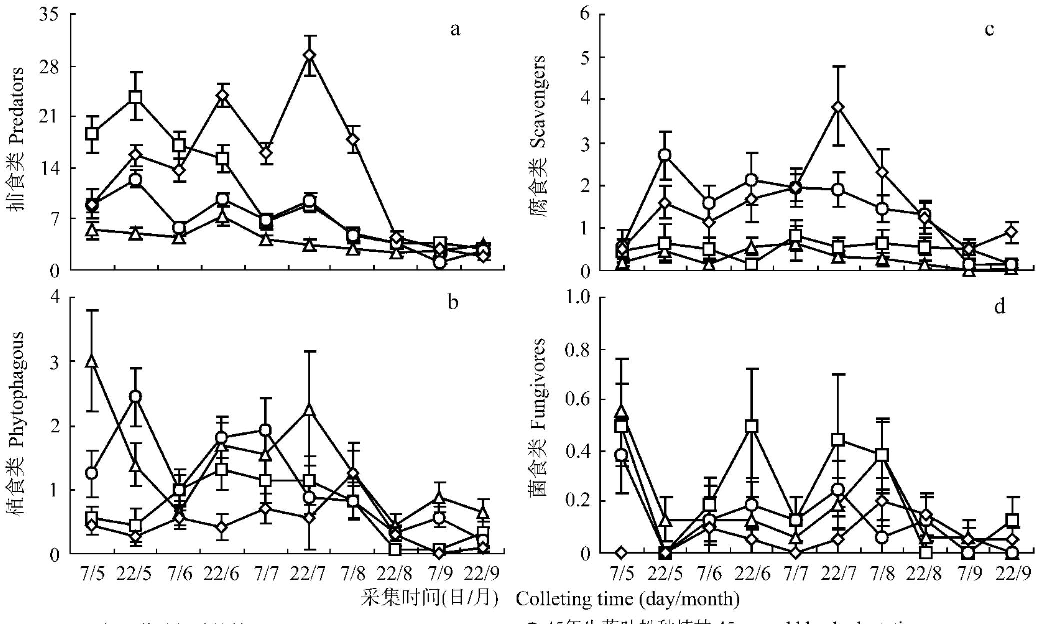


图 6 2004 年 5～9 月卧龙自然保护区 3 种落叶松种植林和天然落叶阔叶林内地表甲虫捕食类（a）、植食类（b）、腐食类（c）及菌食类（d）的个体数量变化

Fig. 6 Changes in abundance of predators (a), phytophagous (b), scavengers (c), and fungivores (d) of ground-dwelling beetles collected with pitfall traps in three larch plantations and a natural deciduous broad-leaved forest from May to September in Wolong Natural Reserve

的敏感性存在很大差异：捕食类的个体数量由枯落物厚度、林冠层高度和覆盖率及草本层高度决定（$r^2 = 0.56$，$F_{4,63} = 19.83$，$P < 0.001$）；植食类的个体数量由枯落物覆盖率决定（$r^2 = 0.37$，$F_{1,66} = 39.12$，$P < 0.001$）；腐食类的个体数量由枯落物厚度和林冠层高度决定（$r^2 = 0.37$，$F_{2,65} = 19.24$，$P < 0.001$）；菌食类的个体数量受所测定的环境变量影响不大，无显著的回归关系（$r^2 = 0.09$，$F_{9,58} = 0.65$，$P = 0.747$）（表 4）。

表 4　卧龙自然保护区不同研究生境内环境因子与地表甲虫科丰富度、多样性、均匀度以及个体数量间的回归分析

Tab. 4　Regression analysis of environmental variables and family richness, diversity, evenness and abundance of ground-dwelling beetles in the studied habitats in Wolong Natural Reserve

回归模型 Regression model[1]	F	R^2/P
科丰富度 Family richness（S）= 12.17 − 3.54LC − 2.74HC	11.21	0.26/0.000**
科多样性 Family diversity（H'）= 2.08 − 0.69LC − 0.42HC − 0.37CC − 0.01CH	23.85	0.60/0.000**
科均匀度 Family evenness（J）= 0.74 − 0.26LC + 0.002CH	24.40	0.43/0.000**
个体数量 Family abundance		
所有甲虫 Beetle abundance = 79.31 + 7.93LD + 39.27CC − 0.98HH	22.61	0.52/0.000**
步甲科 Carabidae abundance = 37.14 + 7.54LD − 1.02HH	23.42	0.42/0.000**
隐翅虫科 Staphylinidae abundance = 29.27 + 35.86LC − 2.42CH + 1.78DBH	10.07	0.32/0.000**
拟步甲科 Tenebrionidae abundance = −2.80 + 0.86LD + 0.33CH	28.58	0.47/0.000**
捕食类 Predator abundance = 61.95 + 8.76LD − 48.16CC − 0.82CH − 0.90HH	19.83	0.56/0.000**
植食类 Phytophagous abundance = 16.17 − 13.90LC	39.12	0.37/0.000**
腐食类 Scavenger abundance = 0.31 + 1.13LD + 0.28CH	19.24	0.37/0.000**
菌食类 Fungivore abundance	0.65	0.09/0.747

** $P < 0.01$; [1]缩写见表 1（The label was same as in Tab. 1）。

3　讨　论

本研究表明，在森林恢复过程中，不同落叶松林恢复演替阶段在科级水平上地表甲虫的群落组成差异较大，在刚种植、幼年期和成熟期的落叶松林中已经发生明显的分化，前者与后两者差异显著，而成熟期不但与幼年期的相似性较高，同时与邻近天然落叶阔叶林具有很高的相似性。从落叶松林地表甲虫群落组成整体上来看，由于落叶松林的群落组成与天然林尚存在巨大差异，所以尚无法取代天然阔叶林在维持区域内地表甲虫群落多样性中的作用。对中欧云杉演替林步甲群落变化的研究也证实，不同演替阶段的云杉林内步甲群落组成存在很大差异，而且与邻近的天然山毛榉林相似性很低（Magura et al，2003）。我们在四川西部也发现，人工种植针叶林内地表甲虫的物种组成与邻近的原始冷杉林差异很大，无法代替后者的地位（Yu et al，2003，2004a）。落叶松林内地表甲虫群落组成同样存在显著差异，可能与不同演替阶段生境特点存在明显差异有关（表 1）：幼年期和成熟期的落叶松林除了在林冠层高度和胸径等方面显著低于成熟林外，在林冠层、草本层和枯落物的覆盖率和高度（或厚度）等重要环境因子方面都与邻近的天然阔叶林相似性很高；而刚种植的落叶松林从林冠层到枯落物层都与其他森林类型有显著差异，仍然保持着开放生境的特点，尚未形成紧密的林冠层，草本层茂密，枯落物稀少。因此，导致刚种植的落叶松林的地表甲虫群落与其他生境有着明显差异。但幼年期和成熟期的落叶松林仍然与天然阔叶林间存在很大差异，这可能与演替时间长短有关。因为在演替早期，种植林主要适宜于偏好开放的、比较干燥生境的物种栖息，随着森林林冠层的形成，偏好开放生境的物种逐渐消亡，取而代之的是适于森林生境栖息的物种，因此，成熟期落叶松林的甲虫群落不仅与幼年期的群落相似性较高，同时还与天然阔叶林具有一定的相似性，这种现象也可从欧洲步甲的研究结果中得到充分证实（Niemelä et al 1993，1996；Magura et al，2002，2003）。此外，针叶林和阔叶林在土壤因子方面（如 pH 值、有机物和无机物含量等）存在本质差异，对于以地表为栖息生境的地表甲虫来说，可能也会有重要影响。例如有研究认为，土壤的 pH 值和碳酸钙含量是影响物种丰富度和数量分布的决定因素（Magura et al，2002，2003）。因此，落叶松种植林和天然阔叶林在土壤因子方面上的差异，也可能是导致这两种林型地表甲虫群落间存在巨大差异的一个重要因素。

从科级多样性水平看，落叶松林在丰富度、多样性和均匀度方面均显著高于天然阔叶林，而且刚种植的落叶松林的这3项指数最高，而个体数量正好相反。这可能与微生境特点以及干扰水平密切相关，落叶松林与天然阔叶林生境在多个环境因子上都存在显著差异（表1），而且经过多元回归检验，已经证实除了灌木层外，林冠层、草本层以及枯落物层都与各个多样性测度呈正或负相关（表4）。在物种水平上，其他类似的演替研究发现，在人工次生林，尤其是在某些经济树种（经常是引入种）的种植林内，甲虫的物种丰富度和个体数量显著低于邻近尚未砍伐的原始天然林（Romero-Alcaraz & Ávila，2000；Maeto et al，2002；Magura et al，2002，2003；Yu et al，2004a）；但在经过管理的人工种植林内，由于包含了一定比例的天然林树种，栖息生境的异质性强，所以人工林的甲虫物种组成和多样性程度与原始天然林相似性更高（Magura et al，2000；Yu et al，2004b）；在经过林业管理的人工落叶松林内天牛个体数量高于原始阔叶林，且包含许多原始阔叶林的物种成分（Ohsawa，2004）。这些与我们的研究结果并不一致，可能与管理方式存在差异有关。本研究中落叶松林在种植初期，定期择伐林内的其他杂木或灌木，导致后来的落叶松林林冠层伴生树种很少，树种单一性明显；而且幼年期后又无人工管理，林内灌木和杂草茂盛，与天然林有很大差异，所以在整体上可以看作是未经过人工管理的种植林，因此，甲虫数量低于邻近天然阔叶林是合乎预料的。从科的丰富度看，落叶松林比天然林还高，这可能与研究对象和测度有关，本研究中以地表甲虫为对象，以群落组成的科级水平为测度单位，与上面的物种水平研究相比有些不同，这可能是影响分析结果的一个重要因素，而且与步甲或天牛等单一捕食性或植食性类群相比，地表甲虫包含类群多，在功能群和扩散能力等方面差异很大，也可能是导致差异的另一个因素。

以上结果表明，落叶松种植林在地表甲虫群落的科级水平上尚未恢复到天然落叶阔叶林水平。从地表甲虫群落结构上来看，大面积的落叶松林将会造成栖息生境单一，所以发展落叶松种植林虽然可以恢复森林外貌，但大力种植会导致地表甲虫群落多样性在局域尺度水平上逐步降低。因此，落叶松种植林尚无法取代天然阔叶林在维持地表甲虫群落中的作用。保护卧龙地区天然落叶阔叶林地表甲虫群落多样性，需保留足够大面积的天然林不受人为干扰，并在此基础上大力推广阔叶林就显得十分必要。

致谢：野外工作得到了卧龙国家自然保护区周小平、黄金燕、周世强、姜远军、李国友、范术明和杨有钱等先生的大力协助，特此表示感谢。

参考文献：

Baars MA. 1979. Catches in pitfall traps in relation to mean densities of carabid beetles [J]. *Oecologia*, **41**: 25 – 46.

Bohac J. 1999. Staphylinid beetles as bioindicators [J]. *Agric Ecosyst Environ*, **74**: 357 – 372.

Brues CT, Melander AL, Carpenter FM. 1954. Classification of insects: Keys to the living and extinct families of insects, and to the living families of other terrestrial arthropods [J]. *Bul Mus Comp Zool Harv*, **108**: 1 – 917.

Butterfield J. 1997. Carabid community succession during forestry cycle in conifer plantations [J]. *Ecography*, **20**: 614 – 625.

Davies K, Margules CR. 1998. Effects of habitat fragmentation on carabid beetles: Experimental evidence [J]. *J Anim Ecol*, **67**: 460 – 471.

Day KR, Carthy J. 1988. Changes in carabid beetle communities accompanying a rotation of Sitka spruce [J]. *Agric Ecosyst Environ*, **24**: 407 – 415.

Didham RK, Ghazoul J, Stork NE, Davis AJ. 1996. Insects in fragmented forests: A functional approach [J]. *TREE*, **11**: 255 – 260.

Eyre MD, Lott DA, Garside A. 1996. Assessing the potential for environmental monitoring using ground beetles (Coleoptera: Carabidae) with riverside and Scottish data [J]. *Ann Zool Fennici*, **33**: 157 – 163.

Gibbs JP, Stanton EJ. 2001. Habitat fragmentation and arthropod community change: Carrion beetles, phoretic mites, and flies [J]. *Ecol Appl*, **11**: 79 – 85.

Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis [J]. *Palaeontol Electron*, **4**: 9.

Heliölä J, Koivula M, Niemelä J. 2001. Distribution of carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) across a boreal forest-clearcut ecotone [J]. *Conserv Biol*, **15**: 370 – 377.

Klein BC. 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in Central Amazonia [J]. *Ecology*, **70**: 1715 – 1725.

Lenski RE. 1982. The impact of forest cutting on the diversity of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in southern Appalachians [J]. *Ecol Entomol*, **7**: 385 – 390.

Lövei GL, Sunderland KD. 1996. Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) [J]. *Ann Rev Entomol*, **41**: 231 – 256.

Ludwig JA, Reynolds JF. 1988. Statistical Ecology [M]. New York: Wiley, 1 – 337.

Ma KP, Liu YM. 1994. Measurement of biotic community diversity Ⅰ: α diversity (Part 2) [J]. *Chin Biodiver*, **2** (4): 231 – 239. [马

克平，刘玉明. 1994. 生物群落多样性的测度方法Ⅰ：α 多样性的测度方法（下）. 生物多样性，**2**（4）：231 – 239.］

MacKinnon J，Xie Y. 2001. Restoring China's Degraded Environment：The Role of Natural Vegetation［M］. Beijing：China Forestry Publishing House，1 – 50.［MacKinnon J，解 焱. 2001. 利用天然植被改善中国退化环境. 北京：中国林业出版社，1 – 50.］

Maeto K，Sato S，Miyata H. 2002. Species diversity of longicorn beetles in humid warm-temperate forests：The impact of forest management practices on old-growth forest species in southwestern Japan［J］. *Biodivers Conserv*，**11**，1919 – 1937.

Magura T. 2002. Carabids and forest edge：Spatial pattern and edge effect［J］. *For Ecol Manage*，**157**：23 – 37.

Magura T，Tóthmérész B，Bordán ZS. 2000. Effects of nature management practice on carabid assemblages（Coleoptera：Carabidae）in a non-native plantation［J］. *Biol Conserv*，**93**：95 – 102.

Magura T，Tóthmérész B，Molnár T. 2001. Forest edge and diversity：Carabids along forest-grassland transects［J］. *Biodivers Conserv*，**10**：287 – 300.

Magura T，Elek Z，Tóthmérész B. 2002. Impacts of non-native spruce reforestation on ground beetles［J］. *Eur J Soil Biol*，**38**：291 – 295.

Magura T，Tóthmérész B，Elek Z. 2003. Diversity and composition of carabids during a forestry cycle［J］. *Biodivers Conserv*，**12**：73 – 85.

Martin JEH. 1978. The Insects and Arachnids of Canada（Part 1：Collecting，Preparing and Preserving Insects，Mites，and Spiders）［M］. Hull：Supply and Services Canada，1 – 182.

Niemelä J. 2001. Carabid beetles（Coleoptera：Carabidae）and habitat fragmentation：A review［J］. *Eur J Entomol*，**98**：127 – 132.

Niemelä J，Langor D，Spence JR. 1993. Effects of clear-cut harvesting on boreal ground-beetle assemblages（Coleoptera：Carabidae）in Western Canada［J］. *Conserv Biol*，**7**：551 – 561.

Niemelä J，Haila Y，Punttila P. 1996. The importance of small-scale heterogeneity in boreal forests：Variation in diversity in forest-floor invertebrates across the succession gradient［J］. *Ecography*，**19**：352 – 368.

Ohsawa M. 2004. Species richness of Cerambycidae in larch plantations and natural broad-leaved forests of the central mountainous region of Japan［J］. *For Ecol Manage*，**189**：375 – 385.

Pielou EC. 1984. The Interpretation of Ecological Data［M］. New York：Wiley，1 – 263.

Romero-Alcaraz E，Ávila JM. 2000. Landscape heterogeneity in relation to variations in epigaeic beetle diversity of a Mediterranean ecosystem：Implications for conservation［J］. *Biodivers Conserv*，**9**：985 – 1005.

SPSS Inc. 1997. SPSS Base 7.5 for Windows User's Guide［M］. Chicago：SPSS Inc，1 – 883.

Wolong Natural Reserve，Department of Biology in Nanchong Normal University，Bureau of Forestry of Sichuan Province（P. R. China）. 1987. Wolong Vegetation and Resource Plants［M］. Chengdu：Sichuan Publishing House of Sciences and Technology，1 – 488.［卧龙自然保护区管理局，南充师范学院生物系，四川林业厅保护处. 1987. 卧龙植被及资源植物. 成都：四川科学技术出版社，1 – 488.］

Yu XD，Luo TH，Zhou HZ. 2003. Species diversity of litter-layer beetles in the Fengtongzhai National Nature Reserve，Sichuan Province［J］. *Acta Entomol Sin*，**46**（5）：609 – 616.［于晓东，罗天宏，周红章. 2003. 四川蜂桶寨国家自然保护区地表甲虫物种多样性. 昆虫学报，**46**（5）：609 – 616.］

Yu XD，Luo TH，Zhou HZ. 2004a. Species diversity of litter-layer beetles in four forest types in Eastern Hengduan Mountain Region［J］. *Zool Res*，**25**（1）：7 – 14.［于晓东，罗天宏，周红章. 2004. 横断山区东部四种林型地表甲虫的物种多样性. 动物学研究，**25**（1）：7 – 14.］

Yu XD，Luo TH，Zhou HZ. 2004b. *Carabus*（Coleoptera：Carabidae）assemblages of native forests and non-native plantation in North China［J］. *Entomol Fennica*，**17**：129 – 137.

Yu XD，Zhou HZ，Luo TH. 2001. Species diversity of litter-layer beetles in Northwest Yunnan Province，Southwest China［J］. *Zool Res*，**22**（6）：454 – 460.［于晓东，周红章，罗天宏. 2001. 云南西北部地区地表甲虫的物种多样性. 动物学研究，**22**（6）：454 – 460.］

Yu XD，Zhou HZ，Luo TH. 2002. Distribution patterns and their seasonal changes of *Carabus* beetles in Dongling Mountain Region near Beijing［J］. *Acta Ecol Sin*，**22**（10）：1724 – 1733.［于晓东，周红章，罗天宏. 2002. 东灵山地区大步甲属物种分布和季节变化的多样性格局. 生态学报，**22**（10）：1724 – 1733.］